

LA FAUNE EUPÉLAGIQUE

(HOLOPLANCTON)

DE LA

BAIE D'AMBOINE

ET SES RELATIONS AVEC CELLE DES AUTRES OCÉANS

PAR

M. BEDOT

Les recherches que nous avons faites sur la faune pélagique de la Baie d'Amboine nous paraissent présenter un certain intérêt, au point de vue zoogéographique. D'importantes expéditions scientifiques ont déjà, il est vrai, exploré l'Archipel Malais dans toutes les directions. Mais un séjour prolongé, dans une localité déterminée, apporte toujours un complément indispensable aux résultats obtenus par les grands voyages d'exploration. Amboine nous paraît être, à cet égard, un des endroits les mieux appropriés de cette région. Sa vaste baie possède une faune d'une richesse merveilleuse et la récolte des animaux n'y présente pas de difficultés. La lecture du Compte rendu général de notre voyage engagera peut-être les zoologistes qui veulent étudier la faune tropicale à se rendre à Amboine. Nous sommes certain qu'ils n'auront pas à le regretter et nous osons espérer que les résultats de nos recherches ne leur seront pas inutiles.

L'impression générale que l'on éprouve en étudiant les animaux de la Baie d'Amboine, peut se résumer en quelques mots. Autant la faune benthique et nectonique offre un aspect nouveau au naturaliste qui n'a exploré que les côtes de l'Europe, autant la faune eupélagique lui paraît semblable à celle de l'Atlantique ou de la Méditerranée. Et l'étude des matériaux récoltés ne fait que confirmer cette impression.

Nous n'insisterons pas sur la richesse de la faune benthique. Il suffit, pour s'en rendre compte, de jeter un coup d'œil sur les monographies publiées dans le compte rendu de notre voyage et de prendre en considération le fait que ces matériaux ont été récoltés pendant un séjour de deux mois et demi.

Quant à la faune pélagique, nous allons l'examiner au point de vue de la répartition géographique des espèces. Mais nous ne nous occuperons que des groupes eupélagiques ou holoplanctoniques, soit de ceux dont les représentants ne sont, à aucune période de leur existence ou de leur développement, en relation directe avec le sol sous-marin.

TRACHYLIDES. Des 4 espèces récoltées, 3 ont déjà été rencontrées dans le domaine de l'Atlantique¹ et 1 seule, *Aglaura prismatica* Maas, dans le Pacifique.

SIPHONOPHORES. 14 espèces du domaine de l'Atlantique et 3 Eudoxies nouvelles dont on n'a pas encore observé la forme polygastrique.

CTÉNOPHORES. 2 espèces appartiennent à la faune atlantique; l'une d'elles, *Beroë cucumis* Fabr., était considérée jusqu'à présent comme un représentant des régions froides arctiques. 2 es-

¹ Nous comprenons la Méditerranée dans le domaine de l'Atlantique et la Mer Australasiatique (Archipel Malais) dans celui du Pacifique.

pèces nouvelles et 2 espèces du Pacifique. Ces dernières, *Pleurobrachia globosa* Moser et *Ganesha (Lampetia) elegans* Moser ont été décrites dans le voyage du SIBOGA.

CHÉTOGNATHES. 2 espèces nouvelles et 4 du domaine de l'Atlantique.

PHYLLIROÏDES. 1 espèce atlantique, le *Phyllirhoë bucephalum*, si commun dans la Méditerranée, et 1 espèce représentant un genre nouveau.

HÉTÉROPODES. 2 espèces atlantiques et 1 espèce pacifique, l'*Atlanta gaudichaudi* Eyd. et Soul.

PTÉROPODES. Toutes les espèces, au nombre de 11, appartiennent également à la faune atlantique.

COPÉPODES. Sur 56 espèces récoltées, 40 se trouvent dans le domaine de l'Atlantique, 9 se rencontrent dans l'Océan Indien, et 2 sont nouvelles. En outre, 5 espèces paraissent n'avoir été observées jusqu'à présent que dans le Pacifique; ce sont : *Calanus caroli* Giesb., *Eucalanus mucronatus* Giesb., *Paracalanus clevei* n. n., *Euchæta concinna* Dana et *Acartia spinicauda* Giesb.

SCHIZOPODES. 2 espèces de l'Atlantique, 2 espèces du Pacifique, *Thysanopoda agassizi* Ortm. et *Euphausia latifrons* G.-O. Sars, et 1 espèce nouvelle.

SALPES. 5 espèces de l'Atlantique et 2 espèces nouvelles.

DOLIOLIDES. Les 3 espèces récoltées appartiennent toutes au domaine de l'Atlantique.

Nous pouvons résumer ces données dans le tableau suivant ¹ :

¹ Il faut remarquer que nous n'avons pas indiqué dans la colonne « Océan Indien » les espèces communes à cet Océan et à l'Atlantique, mais seulement celles qui se trouvent dans le Pacifique et l'Océan Indien.

	Total.	Atlant. Médit. et Pacifique.	Indien et Pacifique.	Pacifique seul.	n. sp.
Trachylides	4	3	—	1	—
Siphonophores	17	14	—	—	3
Cténophores	6	2	—	2	2
Chétognathes	6	4	—	—	2
Phyllirhoïdes	2	1	—	—	1
Hétéropodes	3	2	—	1	—
Ptérropodes	11	11	—	—	—
Copépodes	56	40	9	5	2
Schizopodes	5	2	—	2	1
Salpes	7	5	—	—	2
Doliolides	3	3	—	—	—
	120	87	9	11	13
		72,5 0/0	7,5 0/0	9,1 0/0	10,8 0/0
		80 0/0		19,9 0/0	

Nous nous empressons de reconnaître que le nombre total des espèces récoltées est trop faible pour que l'on puisse tirer des conclusions générales de l'étude de leur répartition. Mais cette répartition présente, cependant, un certain intérêt.

On voit, d'après ce tableau, que sur un total de 120 espèces, on compte 13 espèces nouvelles et seulement 11 espèces qui n'ont été rencontrées jusqu'à présent que dans le Pacifique. Autrement dit, nous avons 24 espèces (soit 19,9 0/0) qui appartiennent exclusivement au domaine du Pacifique et 96 espèces (soit 80 0/0) qui ont été trouvées également dans un autre océan.

Pour la dissémination des organismes pélagiques de la région tropicale, les communications sont évidemment plus directes entre l'Océan Indien et le Pacifique qu'entre ce dernier et l'Atlantique. Et malgré cela, nous trouvons encore 87 espèces (soit 72,5 0/0) qui sont communes à l'Atlantique et au Pacifique. La faune de ce dernier océan a été beaucoup moins étudiée que celle de l'Atlantique. Il faut cependant remarquer que les explorations

scientifiques de ces dernières années ont contribué non seulement à nous faire connaître de nouvelles espèces, mais aussi à augmenter considérablement le nombre de celles qui sont communes aux 3 océans tropicaux. A.-G. MAYER¹ a déjà montré la grande ressemblance que l'on peut constater entre la faune des Méduses, des Siphonophores et des Cténophores de l'Atlantique et celle du Pacifique. Cette ressemblance a également été observée dans beaucoup d'autres groupes d'animaux pélagiques.

En lisant les travaux des premiers naturalistes qui ont récolté des animaux de surface du Pacifique, on s'aperçoit vite qu'ils portaient de cette idée préconçue que la faune de cette région ne *pourrait* pas être semblable à celle d'une mer située aux antipodes².

On comprend, en effet, qu'à une époque où l'on n'avait pas encore entrepris l'étude des conditions d'existence des animaux marins, on ait cru pouvoir diviser le domaine pélagique en régions zoogéographiques, comme on l'avait fait pour les domaines benthique et terrestre. Dans le milieu terrestre, il est rare que des régions très éloignées présentent des faunes semblables, car ces régions ne sont pas comparables au point de vue biologique. Il est donc naturel que l'on hésite à identifier des organismes provenant de deux régions éloignées et présentant des conditions d'existence différentes. Mais il n'en est pas de même dans le domaine océanique où l'on peut trouver des régions très éloignées les unes des autres qui présentent des conditions d'exis-

¹ MAYER, A.-G. *Some Medusæ from the Portugas, Florida*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College., vol. 37, n° 2. 1900.

² On sait combien il est difficile de déterminer avec exactitude des animaux pélagiques conservés, surtout lorsque le mode de fixation laisse à désirer comme c'est souvent le cas. Beaucoup d'organismes ne paraissent devoir leur élévation au rang d'espèce nouvelle qu'aux modifications produites dans leur forme et leur structure générale par une mauvaise conservation et au fait que l'on hésite à accorder à un être vivant une patrie illimitée.



tence sinon identiques, du moins assez semblables pour que les mêmes espèces s'y rencontrent.

Néanmoins, lorsqu'un auteur signale l'existence dans les mers polaires d'une espèce eupélagique qui n'a été rencontrée jusqu'à présent que dans les mers chaudes ou tempérées (comme c'est le cas pour le *Cetus veneris* observé par WAGNER dans la Mer Blanche) on est enclin à douter, à priori, de l'exactitude de son observation. Or, les raisons sur lesquelles s'appuie ce doute ne sont pas toujours concluantes, comme nous le verrons.

De nombreux travaux récents ont cherché à déterminer les faunes pélagiques des diverses régions océaniques et à les distinguer les unes des autres. Ainsi que nous venons de le voir l'idée du cantonnement de certaines espèces dans des régions distinctes est celle qui devait se présenter en premier lieu à l'esprit des zoogéographes. Mais une difficulté a surgi lorsqu'il s'est agi de caractériser ces régions, d'en déterminer les conditions d'existence et surtout de leur assigner des limites.

ORTMANN ¹ a cherché à résoudre ce problème et, en se basant sur la répartition de la température, il a divisé le domaine pélagique en 7 régions, à savoir : les Régions circumpolaire arctique, Atlantique boréale, Pacifique boréale, Atlantique, Indo-Pacifique, Notale et Antarctique.

Il resterait à démontrer que ces régions bionomiques sont bien caractérisées par l'action de facteurs exerçant une influence réelle sur la répartition des organismes pélagiques et qu'elles renferment des faunes distinctes. Or, non seulement cela n'a pas été prouvé jusqu'à présent, mais encore la plupart des zoologistes tendent aujourd'hui à restreindre le nombre de ces régions. C'est ainsi que KÜKENTHAL ² divise l'océan

¹ ORTMANN, A.-E. *Grundzüge der Marinen Tiergeographie*. Jena, 1896.

² KÜKENTHAL, W. *Die Marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen*. Institut für Meereskunde, Heft 11. Berlin, 1907 (p. 4).

en 5 zones : les zones arctique, tropicale et antarctique entre lesquelles s'intercalent 2 zones tempérées, l'une au nord l'autre au sud. D'autres naturalistes n'admettent que 3 grandes régions faunistiques dans l'océan : une région chaude comprenant les parties centrales des océans Atlantique, Indien et Pacifique et les deux régions froides Arctique et Antarctique. C'est l'opinion qui a été soutenue par CHUN¹. L'intéressant mémoire dans lequel cet auteur étudie les relations qui existent entre les planctons arctique et antarctique débute, en effet, par cette phrase : « Die neueren Untersuchungen über die geographische Verbreitung pelagische lebender Organismen befestigen mehr und mehr die Ansicht, dass wir es nur mit drei grossen Faunengebieten, welche durch kalte und warme Strömungen charakterisirt sind, zu thun haben. Scharf hebt sich von der pelagischen Lebewelt der ungeheuren Warmwassergebiete des Atlantischen und Indo-Pacifischen Oceans die Bevölkerung der Arktischen und Antarktischen Strömung ab ».

Dans le mémoire dont nous venons d'extraire ce passage, CHUN a cherché à donner la caractéristique zoologique des deux régions polaires et a énuméré les espèces qui leur sont propres. En examinant ces listes, on est surtout frappé du petit nombre de noms qu'elles renferment. Par exemple, pour les Copépodes pélagiques dont on connaît plusieurs centaines de formes marines², CHUN (p. 28) n'a trouvé que 6 espèces arctiques typiques. Remarquons en outre que, parmi les 6 espèces de Cténophores indiquées comme étant caractéristiques des régions

¹ CHUN, C. *Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton*. Stuttgart, 1897.

² En 1892, GIESBRECHT (*Pelagische Copepoden*. In : Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Monogr. XIX. Berlin, 1892). comptait 299 espèces de Copépodes pélagiques. Depuis cette époque le nombre des espèces connues a beaucoup augmenté. GIESBRECHT cite 45 espèces de Copépodes qui n'ont été trouvées jusqu'à présent que dans la Méditerranée et 7 exclusivement dans la Mer Rouge.

arctiques, se trouve *Beroë cucumis* F. que nous avons récoltée dans la Baie d'Amboine.

Parmi les travaux les plus importants qui aient été faits pendant ces dernières années sur la répartition du plancton océanique, il faut citer surtout ceux de CLEVE. Les renseignements qu'ils nous fournissent sur la répartition des Copépodes sont d'autant plus intéressants qu'ils sont accompagnés d'indications relatives à la température et à la salinité de l'eau dans laquelle se trouvaient ces animaux. On sait que cet auteur distingue, dans le plancton de l'Atlantique, 3 catégories qu'il nomme : le *trichoplancton* (formes arctiques), *styliplancton* (formes tempérées) et *desmoplancton* (formes tropicales). On est en droit de se demander si l'introduction de cette nomenclature est bien heureuse, car ces noms peuvent laisser croire qu'il s'agit de catégories d'animaux parfaitement distinctes, vivant dans des régions déterminées ou dans des eaux dont les degrés de température et de salinité sont bien établis. Or cela n'est pas le cas; ces 3 types de plancton se mélangent, s'entremêlent et beaucoup de leurs espèces ont été rencontrées dans d'autres océans, dont la température et la salinité sont différentes.

CLEVE¹ a résumé ses recherches sur la distribution géographique des Copépodes de l'Atlantique dans une série de tableaux. Malheureusement, il donne pour chaque espèce la *moyenne* et non pas l'*amplitude* des variations de température et de salinité. Ces chiffres ne peuvent donc pas nous renseigner sur les conditions bionomiques que recherchent ces animaux. Dans la liste des espèces appartenant au styliplancton (p. 141) on voit figurer, par exemple, *Paracalanus parvus*, *Pleuromma abdominale* et *P. gracile*, avec une température moyenne de 15°,9, 13°,7 et 15°,6 et une salinité moyenne de 34,88, 35,17

¹ CLEVE, P.-T. *Geographical distribution of Atlantic Copepoda and their physical conditions*. Öfversigt k. Vetensk. Akad. Förhandl., vol. 57, p. 139. Stockholm, 1900.

et 35,69. Ces 3 espèces sont indiquées comme habitant également la Méditerranée, le Pacifique et l'Océan Indien. Or, il est certain que, dans la Méditerranée, ces espèces ont à supporter une température et une salinité moyennes bien supérieures à celles qui figurent dans le tableau de CLEVE.

Quant à la liste des espèces appartenant au trichoplancton (formes arctiques) elle comprend 8 espèces dont 3 ont été trouvées également dans la Méditerranée, « which seems to point to the conclusion that the Mediterranean may receive water from the arctic regions » ajoute CLEVE.

Ceci nous amène à nous poser cette question : Est-ce que les différences observées entre les faunes eupélagiques de diverses régions sont dues aux conditions d'existence que présentent ces régions ou seulement au fait que notre connaissance de ces faunes est encore trop incomplète. Il ne faut pas oublier que les animaux pélagiques ne sont étudiés et déterminés avec précision que depuis peu de temps. Jusqu'à présent, on n'a observé méthodiquement cette faune que dans un petit nombre de localités, surtout près des côtes, et ce que l'on sait de sa répartition dans la haute mer est bien peu de chose. En examinant une carte des océans sur laquelle sont représentés les trajets des grands voyages d'exploration scientifique, on constate qu'il y a des *millions* de kilomètres carrés de la surface de la mer où jamais le filet fin d'un zoologiste ne s'est promené. Quant aux régions profondes de l'océan, on est certain maintenant, surtout depuis les belles recherches de CHUN, qu'elles renferment également une faune pélagique, et les travaux publiés dans le courant de ces dernières années ont montré toujours davantage la richesse de cette faune.

Mais que représente le nombre des pêches pélagiques profondes qui ont été faites jusqu'à présent, en comparaison de la masse des eaux océaniques ? Presque rien, car il est certain que l'hydrosphère contient plus d'un *milliard* de kilomètres cubes

d'eau qui n'ont pas encore été explorés et dont on ne connaît pas la faune¹ !

Les données que nous possédons sur la distribution géographique des animaux eupélagiques sont encore trop peu nombreuses pour qu'il nous soit permis d'arriver à une conclusion au sujet de leur répartition, mais nous pouvons cependant nous demander si elles corroborent l'hypothèse des faunes distinctes. Il faut remarquer, d'abord, que les différences constatées entre les faunes pélagiques de régions éloignées sont souvent dues (surtout lorsqu'il s'agit de localités peu connues) au fait que les recherches n'ont pas été poursuivies d'une façon continue et dans toutes les saisons. Dans les stations zoologiques où cette question fait l'objet d'une étude suivie, on a observé non seulement des variations saisonnières, mais souvent aussi la disparition de certaines espèces qui apparaissent de nouveau au bout d'une ou plusieurs années. Ce fait s'observe souvent chez les animaux benthiques ainsi que FAUVEL² l'a montré; mais il peut se présenter également chez les animaux pélagiques.

En outre, on a presque toujours comparé les faunes régionales en ne tenant compte que des animaux qui se trouvent à la surface, ou à une faible profondeur. Or, ces éléments ne sont pas toujours comparables.

On sait, en effet, que dans les mers polaires, la température de l'eau ne décroît pas régulièrement de la surface au fond, mais qu'elle va en augmentant à partir de la surface jusqu'à une profondeur variant, suivant les saisons, entre 300 et 400^m, à partir de laquelle elle décroît régulièrement jusqu'au fond. On trouve donc, intercalée entre deux couches froides, une cou-

¹ D'après KRÜMMEL, O. *Handbuch der Ozeanographie*, 1907, les eaux océaniques forment une masse de plus de 1329 millions de kilomètres cubes.

² FAUVEL, P. *Les variations de la faune marine*. Feuille des jeunes naturalistes, vol. 31, p. 78 et p. 101. 1901.

che plus chaude qui, d'après NANSEN¹, a son origine dans le Gulf-Stream. Ce mode de stratification thermique s'étend jusqu'à une assez grande distance des Pôles. Il a été observé par la NORWEGIAN NORTH ATLANTIC EXPEDITION² au 64° Lat. N. et, par la VALDIVIA³, au 56° Lat. S.

A partir de ces latitudes, les animaux qui sont transportés des régions chaudes dans les mers polaires doivent naturellement se tenir à une certaine profondeur et il n'est pas étonnant qu'on ne les rencontre plus à la surface. Au point de vue de la répartition géographique des animaux eupélagiques les faunes de surface des mers chaudes ou tempérées et celles des mers polaires ne sont donc pas des éléments comparables.

Les régions bionomiques admises pour la distribution des animaux pélagiques sont-elles bien, en réalité, séparées les unes des autres par des barrières infranchissables? ORTMANN a cherché à les établir d'après la répartition des courants chauds et froids et d'après la limite des glaces flottantes, mais les résultats qu'il a obtenus ne paraissent pas très satisfaisants. En effet, si l'on se base uniquement sur les variations de température, on peut facilement placer une limite entre deux courants qui coulent côte à côte, mais il n'est pas possible d'établir, dans un courant qui se refroidit graduellement, une limite perpendiculaire à sa direction.

Si nous examinons, sur la carte qui accompagne le mémoire d'ORTMANN la limite qui sépare les régions atlantique et atlantique-boréale, nous voyons qu'entre la côte d'Amérique et le 40° Long. W. environ, elle est placée entre le Gulf-Stream et

¹ NANSEN, F. *The Oceanography of the North Polar Bassin*. In : The Norwegian North Polar Expedition Scientific Results, vol. III. London, 1902 (p. 304).

² MOHN, H. *The North Ocean, its depths, temperature and circulation*. In : Norwegian North Atlantic Expedition. Christiania, 1887 (voir pl. XXVI).

³ SCHOTT, G. *Oceanographie und Maritime Meteorologie*. In : Wissens. Ergebn. Deutschen Tiefsee-Expedition. Valdivia. Bd. 1. Jena, 1902 (voir p. 190, Diagramm-tafel n° 18 et Atlas Taf. 29).

le courant du Labrador; on peut donc l'admettre sans hésitation (au moins pour les eaux de surface). Mais à partir du 40° Long. W., cette limite s'étend à travers le *Gulf-Stream* pour venir aboutir au détroit de Gibraltar. Or, il n'y a aucune raison qui permette d'établir une limite en cet endroit où nous n'observons aucune variation brusque de température. Nous voyons, au contraire, qu'un animal pélagique entraîné des régions équatoriales par le *Gulf-Stream*, arrive aux régions polaires sans avoir à franchir aucune barrière thermique et en restant toujours dans le même milieu dont la température diminue progressivement et très lentement.

Les limites des autres régions bionomiques du domaine pélagique ne paraissent pas avoir été établies sur des bases plus solides que celle dont nous venons de parler.

Il est vrai, comme le dit CHUN (p. 10), que l'on n'a pas encore prouvé que les animaux typiques du *Gulf-Stream* puissent supporter pendant longtemps une température de 5° C., mais il est non moins vrai que, jusqu'à présent, on n'a pas fait la preuve du contraire et nous n'avons aucune raison d'admettre a priori qu'ils ne puissent pas supporter cette température.

Plus nos connaissances de la faune eupélagique de l'océan augmentent, plus on éprouve de difficultés à établir une limite zoogéographique séparant les régions chaudes et les régions froides, entre lesquelles on est amené, aujourd'hui, à admettre l'existence de *régions de mélange des faunes* (Mischgebiete).

Il semble, du reste, que l'on exagère souvent, pour les besoins de la cause, l'importance bionomique des différences de température et de salinité constatées entre certaines régions. Les recherches de REGNARD¹ nous ont fourni d'intéressants renseignements sur la façon dont les Poissons supportent les variations de température de l'eau. Elles ont montré que cer-

¹ REGNARD, P. *Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux*. Paris, 1891.

taines espèces, telles que la Carpe pouvaient être amenées *par une action lente et progressive* à supporter des températures extrêmes supérieures à celles qui se rencontrent normalement dans la nature, soit -2° et $+39^{\circ}$.

En revanche, ces mêmes Poissons ne peuvent pas supporter des *variations brusques* de température d'une grande amplitude, surtout lorsqu'il s'agit de températures élevées. C'est ainsi que l'on a pu faire passer brusquement une Carpe de -2° à $+12^{\circ}$, mais non pas de 20° à 25° ; dans ce dernier cas, l'animal a succombé. REGNARD arrive alors à cette conclusion (p. 322). « En résumé, les hautes températures sont plus facilement funestes que les basses aux animaux aquatiques ».

FRENZEL¹ avait également démontré, en 1885, que les animaux marins supportent beaucoup plus facilement une augmentation de température lorsqu'elle se produit lentement que lorsqu'elle est brusque.

On sait que la faune des bassins d'eau douce est soumise souvent à des variations de température très grandes et que beaucoup d'animaux peuvent rester plus ou moins longtemps emprisonnés dans la glace sans que cela entraîne leur mort². En outre, PELSENEER³ a pu faire vivre des larves de divers animaux marins littoraux dans de l'eau dont la température avait été abaissée à $-2^{\circ},5$.

Mais il convient surtout de rappeler ici les conclusions auxquelles est arrivé BUCHANAN⁴ à la suite d'une exploration du Golfe de Guinée. Après avoir parlé des organismes de la surface de la mer et de leurs migrations verticales diurnes et nocturnes,

¹ FRENZEL, J. *Temperaturmaxima für Seethiere*. Arch. für gesammte Physiologie, Bd. 36, p. 458. 1885.

² Voir : SCHMARDA, L.-K. *Die Geographische Verbreitung der Thiere*. 1853.

³ PELSENEER. *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines*. Bull. Acad. Belgique (Cl. Sciences). 1901, p. 279.

⁴ BUCHANAN, J. Y. *The Exploration of the Gulf of Guinea*. Scottish Geographical Magazin, vol. 4, p. 234, 1888.

BUCHANAN ajoute (p. 234) : « The creatures which abounded on the surface at night could, however, be readily obtained in daylight by fishing at a depth of from 15 to 30 fathoms. It is remarkable that in the course of this migration, of a few fathoms vertically, which they undertake in order to remain in a state of perpetual gloom, they pass in the twenty-four hours through climatic changes in their environment equivalent to a migration of some thousands of miles horizontally, at the surface. At night these organisms inhabit water having a temperature of from 80° to 85° F.; during day they retire into water having a temperature of 55° to 65° F. It is evident therefore that climate, in so far as temperature is concerned, has comparatively little influence on their distribution. »

Nous voyons donc, en prenant la moyenne de ces températures de surface et de profondeur (réduites à l'échelle centigrade) que les animaux pélagiques peuvent supporter des variations journalières de $12^{\circ},5$. On comprend que ces observations aient amené BUCHANAN à admettre que la température n'a qu'une influence relativement faible sur la distribution des organismes.

Nous n'avons pas encore, il est vrai, un grand nombre de données exactes et précises au sujet de l'action des variations de température sur les animaux eupélagiques. Mais, sans vouloir préjuger cette question, on doit reconnaître cependant qu'il n'est pas invraisemblable d'admettre que ces animaux peuvent passer graduellement des régions tropicales les plus chaudes aux régions polaires les plus froides. L'écart de température entre ces points extrêmes n'est que de 36° environ. Il est donc inférieur à celui que supportaient les Cyprins des expériences de REGNARD, et il est bien faible en comparaison de ceux auxquels sont soumis les animaux terrestres¹.

¹ On observe, sur la plus grande partie de la surface des continents, des amplitudes maximales moyennes de température de plus de 40° et qui dépassent même 80° dans la Sibérie orientale.

En outre, il ne faut pas oublier que les courants de la grande circulation océanique ont une vitesse moyenne très faible. SCHOTT (l. c. p. 166) a calculé qu'une molécule d'eau de surface de l'Atlantique met 80 jours pour aller de l'Equateur au 30° Lat. N. et qu'une molécule d'eau du courant profond doit mettre environ 150 ans pour effectuer le trajet inverse. L'écart de température de 36° dont nous venons de parler se répartit donc sur un espace de temps très long, qui peut même dépasser la durée de la vie d'un individu et s'étendre sur plusieurs générations.

Quant aux variations brusques de température que l'on observe, à la surface de l'océan, aux points de rencontre des courants chauds et froids, elles ne doivent pas avoir une grande influence sur la répartition générale de la faune. Il se peut que, dans certains cas, des déplacements de courants ou des perturbations accidentelles puissent entraîner la mort d'un grand nombre d'organismes, comme on l'a observé quelquefois¹. Mais, normalement, lorsqu'un courant froid, comme celui du Labrador, rencontre un courant chaud comme le Gulf-Stream, les eaux froides et lourdes du premier doivent se répandre au-dessous des eaux chaudes et légères du second. Nous n'avons donc aucune raison de croire que la faune du courant froid ne suive pas le même chemin. Et s'il se produit, dans certaines régions océaniques, une grande mortalité d'animaux pélagiques par suite du mélange d'eaux de température et de salinité différentes, comme RÖMER² l'a observé au Spitzberg, il est certain que cela ne peut pas causer l'anéantissement de toute la faune d'un courant, mais seulement des animaux qui se trouvent sur ses bords ou à la surface.

¹ Voir : MURRAY, J. *On the range of temperature in the surface waters of the Ocean, and its relation to other oceanographical phenomena*. The Geographical Journal, vol. 12, n° 2. 1893.

² RÖMER, F. *Die Tierwelt des Nordlichen Eismeer*. Jahrb. Nassau. Verein Naturkunde. Jahrg. 58, p. XXXIV, 1905.

On admet généralement ¹ que la température est le facteur le plus important de la répartition des organismes pélagiques, mais quelques auteurs attribuent aussi une certaine importance à la salinité.

A ce propos, il faut rappeler que l'on a déjà fait de nombreuses expériences pour déterminer l'influence des variations de salinité sur les animaux aquatiques ². Et l'on arrive toujours à la même conclusion, à savoir que beaucoup d'animaux supportent une variation très lente et progressive de la salinité de l'eau, mais qu'ils meurent lorsque cette variation est brusque. Or, les variations de salinité de l'eau des courants qui transportent les organismes pélagiques des régions tropicales aux régions polaires sont excessivement lentes et faibles.

NANSEN ³ a donné une série de courbes très intéressantes représentant la répartition verticale de la salinité dans l'Océan arctique. Elles montrent que la salinité, faible dans la couche froide superficielle, va en augmentant jusqu'à une profondeur d'environ 200 mètres; à partir de là et jusqu'au fond elle se maintient entre 35 et 35,5 ‰. Or, d'après la carte de SCHOTT ⁴, à la surface de l'Atlantique, sur une grande partie du parcours du courant équatorial du nord (10° Lat. N.), la salinité est également de 35,5 ‰. En outre, il faut reconnaître que beaucoup d'animaux pélagiques paraissent, à cet égard, pouvoir supporter d'assez grandes variations, car les organismes du Gulf-Stream, dont la salinité est très voisine de 36 ‰ (le long du 40° Lat. N.), peuvent être entraînés et vivre dans la Méditerranée où la salinité est beaucoup plus forte et arrive même à 39 ‰ dans la partie orientale. D'autre part, on a de nombreux exemples d'animaux eupélagiques se trouvant près

¹ CHEN. Loc. cit., p. 6.

² Voir REGNARD. Loc. cit.

³ NANSEN, Loc. cit., pl. 10 à 12.

⁴ SCHOTT. In : Valdivia. Loc. cit., pl. 33.

des côtes dont l'eau, d'une façon générale, est moins salée que celle de la haute mer.

La salinité ne paraît donc pas être un facteur que l'on puisse faire intervenir pour distinguer bionomiquement les régions centrales et polaires de l'océan.

Les mers polaires — peut-être par le fait qu'elles sont à peu près inaccessibles à l'homme — nous paraissent, présenter des conditions d'existence très différentes de celles des autres régions océaniques. Mais, lorsqu'on examine cette question au point de vue des animaux eupélagiques on reconnaît que ces différences ne sont pas très considérables et qu'elles sont basées sur l'action d'un seul facteur, la température, dont les variations extrêmes ne paraissent pas, d'une façon générale, être incompatibles avec l'existence des organismes, puisqu'elles sont inférieures à celles que des animaux supportent dans certaines régions terrestres. Or, si nous ne pouvons pas nous appuyer sur des raisons bionomiques, il est impossible d'établir des régions zoogéographiques pour les animaux eupélagiques tant que nous n'aurons pas de documents faunistiques probants.

Les auteurs qui admettent l'existence de faunes pélagiques spéciales dans les diverses régions des océans ont eu naturellement à se préoccuper du sort réservé aux organismes entraînés hors de ces régions par les courants. « Dans tous les cas », dit DAMAS¹, « il doit exister un mécanisme quelconque qui occasionne la persistance des faunes et des flores spéciales à chaque bassin océanique, et une adaptation des espèces à ces conditions d'existence, sinon les courants marins tendraient à tout mélanger et à tout égaliser d'un pôle à l'autre ». Et l'étude des Copépodes de la Mer Norvégienne amène cet auteur à la conclusion que « l'espèce se maintient grâce à l'existence dans ces

¹ DAMAS, D. *Notes biologiques sur les Copépodes de la Mer Norvégienne*. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Publications de circonstance. N° 22. Copenhague, 1905.

régions d'un courant circulatoire qui ramène périodiquement une certaine proportion des individus répandus à la surface de l'océan et entraînés dans le mouvement continu des eaux. L'existence d'une zone centrale à plankton spécial est une preuve nouvelle de l'existence de cette rotation. Le mécanisme de la circulation joue donc ici le rôle principal pour la conservation de l'espèce et la création d'un plankton spécial. L'exemple bien connu de l'océan Atlantique et de la Mer des Sargasses, montre que ce cas n'est pas isolé. Il est probable que la rotation superficielle des eaux est l'un des éléments le plus important de la persistance de la vie à la surface de l'océan ».

Nous n'avons nullement l'intention de prétendre que la faune eupélagique soit actuellement — et toujours — la même dans toutes les régions de l'hydrosphère. Il est certain qu'une espèce peut se maintenir très longtemps dans un circuit océanique. Mais ces circuits ne sont pas indépendants de la circulation océanique générale. Ils lui sont reliés par les courants d'arrivée qui leur amènent constamment de nouveaux organismes et par les courants de départ qui emmènent une partie de la faune. Ce système de courants n'appartient pas seulement à la circulation superficielle, mais aussi à la circulation profonde (et verticale). Une partie de la faune entraînée par le courant de Floride et le Gulf-Stream vient, par exemple, en suivant les côtes d'Afrique, rejoindre le courant équatorial et se trouve ainsi dans un circuit fermé. Cette région pourra donc présenter, pendant un certain temps, un type particulier de faune. Mais il est non moins certain qu'une autre partie de cette même faune est entraînée par la branche N.-E. du Gulf-Stream dans les régions arctiques. Le même phénomène se reproduit dans les autres circuits océaniques et il ne semble pas, par conséquent, qu'ils puissent conserver indéfiniment la même faune.

Si les mers polaires ont une faune spéciale, il faut donc que les animaux pélagiques qui y sont amenés par les courants trouvent

la mort au moment où ils en franchissent le seuil. On a quelque peine à se représenter cette course à la mort de la faune pélagique tropicale vers les régions polaires et cet anéantissement continu d'une faune que rien ne viendrait compenser en rétablissant l'équilibre.

On pourrait, il est vrai, être tenté d'admettre que les animaux pélagiques, pour éviter le sort fatal qui leur est réservé, s'enfoncent dans la profondeur, avant d'arriver dans les régions très froides, pour y gagner les courants profonds ramenant les eaux polaires vers l'Equateur. Mais on reconnaît facilement que cela n'est pas possible car, pour attirer ces organismes, les courants profonds devraient avoir de l'eau *plus chaude*, ce qui n'est pas le cas. Pour être ramenés par les courants profonds dans les régions d'où ils sont partis, les organismes pélagiques doivent donc faire tout le trajet en restant dans le courant.

Quant aux halistases, ou régions centrales des circuits, on sait que leur faune pélagique est beaucoup plus pauvre que celle des courants qui les entourent. En outre, BRANDT¹ a fait remarquer que les essaims rencontrés par l'Expédition du Plankton dans la Mer des Sargasses n'étaient jamais composés d'animaux ayant des organes de natation, mais seulement d'espèces incapables de se déplacer horizontalement autrement que sous l'action des vagues et du vent. Ceci permettrait de croire que les espèces capables de nager trouvent seulement dans les courants les conditions d'existence très favorables qui leur permettent de pulluler.

Il est possible que les halistases renferment une faune spéciale, ainsi que DAMAS l'admet, mais ce fait demande encore à être confirmé par de nouvelles recherches. Dans tous les cas, les éléments de cette faune doivent provenir des courants, et si les vents et les vagues peuvent les amener dans les halistases,

¹ BRANDT, K. *Ueber Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseethieren*. Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. 1. 1892.

les mêmes facteurs peuvent agir en sens inverse pour les faire rentrer dans le circuit.

Les considérations que nous venons d'exposer nous amènent donc aux conclusions suivantes.

Les différences que l'on observe entre les faunes eupélagiques des diverses régions de l'hydrosphère paraissent être dues à 3 causes principales :

1° l'imperfection de nos connaissances générales et notre ignorance à peu près complète de la faune pélagique profonde ;

2° le fait que la composition de ces faunes régionales varie dans le temps suivant l'apport des courants ;

3° la confusion qui s'établit par l'emploi du mot *faune pélagique*. On comprend, en effet, sous ce nom, des faunes distinctes, ayant des genres de vie différents et dont la répartition géographique doit être traitée séparément, soit les animaux eupélagiques (holoplancton), les animaux néritiques (méroplancton) et les animaux nectoniques (necton).

Les régions bionomiques que l'on a essayé d'établir pour la faune eupélagique ne sont basées sur aucun caractère précis et ne sont nullement séparées par des barrières infranchissables.

Etant donné que beaucoup d'animaux arrivent à supporter de très grandes variations de température pourvu qu'elles soient très lentes et progressives, on peut admettre, jusqu'à preuve du contraire, qu'il en est de même pour toute la faune eupélagique.

Les courants océaniques transportant les eaux tropicales dans les mers polaires et les ramenant à travers les régions profondes à leur point de départ, présentent ces conditions de modification lente et progressive de la température qui doivent permettre aux animaux eupélagiques d'effectuer le circuit tout entier et de passer ainsi des régions les plus chaudes aux régions les plus froides.

Cette hypothèse n'entraîne nullement la conclusion que toutes les régions de l'hydrosphère doivent avoir la même faune. Des groupes d'animaux peuvent être retenus pendant une période plus ou moins longue dans les circuits qui se forment sur le parcours des courants. Ils contribueront à former un type local de faune. Mais ce type doit forcément se modifier constamment par l'arrivée de nouveaux éléments, par le départ des anciens, et par la formation d'essaims lorsque les conditions sont favorables.

S'il est donc possible d'établir, dans le milieu océanique, des régions bionomiques pour les animaux benthiques, nectoniques et néritiques, il paraît impossible d'agir de même à l'égard des animaux eupélagiques. Il est probable, en effet, qu'ils peuvent circuler librement dans toute l'hydrosphère, en se laissant emporter par les courants, et que les différences d'aspect de la faune eupélagique des diverses régions océaniques ne sont que temporaires.

Les organismes entraînées ainsi, d'une façon continue et très lente, à travers toutes les régions océaniques, passeront graduellement des climats les plus chauds aux climats les plus froids. Pendant ce trajet, chaque espèce rencontre à un moment donné la température et les conditions d'existence qui lui conviennent le mieux et lui permettent de pulluler. Les espèces auxquelles les basses températures sont favorables doivent donc abonder surtout dans les régions des hautes latitudes, aussi bien dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud; mais elles pourront très bien se rencontrer aussi, quoique en moins grand nombre, dans la région tropicale. De cette façon s'explique très naturellement la bipolarité, et l'on comprend pourquoi ce phénomène, qui est encore très discuté en ce qui concerne les animaux benthiques, a été observé fréquemment chez des animaux pélagiques¹.

¹ KÜKENTHAL. Loc. cit., p. 17.

En terminant, nous ferons encore remarquer que si l'on veut arriver à établir la répartition géographique des animaux marins sur une base solide, il faut absolument renoncer à traiter la faune pélagique en général et commencer par étudier séparément chacun de ses éléments (holoplancton, méroplancton, necton) dont les conditions d'existence sont très différentes.
